

## **Chimpanzés, outils et termites dans le bassin du Congo : nouvelles données**



Crickette Sanz  
Max Planck Institute and Wildlife Conservation Society

David Morgan, Cambridge  
University and Wildlife Conservation Society

Steve Gulick  
Wildland Security

Sanz, C., Morgan, D., & Gulick, S. (2004). New Insights into Chimpanzees, Tools, and Termites from the Congo Basin. *American Naturalist*, 164, 567-581.

## **Chimpanzés, outils et termites dans le bassin du Congo : nouvelles données**

### **Résumé**

Les comportements d'utilisation d'outils des chimpanzés sauvages constituent le répertoire le plus impressionnant et le plus souple de la culture matérielle non humaine. Nous élargissons ici les connaissances sur le champ et la complexité des utilisations d'outils chez cette espèce par les premières descriptions de la forme et de la fonction de deux ensembles d'outils utilisés par les chimpanzés pour pêcher les termites dans les forêts du Triangle de Goualougo en République du Congo. De plus, nous exposons la première application de la technologie de suivi à distance pour filmer les comportements d'utilisation d'outils par les chimpanzés sauvages. D'après les assemblages d'outils trouvés sur les termitières, nous faisons l'hypothèse que les chimpanzés visitent régulièrement deux types de termitières et utilisent des outils spécifiques pour en extraire les termites, selon la structure de la termitière. Six mois de suivi vidéo à distance continu de six termitières ont confirmé que les chimpanzés utilisent un ensemble d'outils destiné à percer les nids souterrains et y pêcher les termites, et un autre pour les nids épigés. Nos résultats sur l'adéquation stricte de la forme des outils aux différents types de nids, sur la sélectivité des matériaux, sur les visites répétées aux termitières avec des assemblages d'outils en bois réutilisables et sur les différences de culture matérielle entre les communautés ont des implications profondes sur notre compréhension des facteurs écologiques et culturels qui gouvernent l'utilisation des outils chez les hominoïdes.

## **Chimpanzés, outils et termites dans le bassin du Congo : nouvelles données**

Bien que l'utilisation d'outils ait été observée chez plusieurs taxons, peu d'espèces montrent un comportement d'utilisation d'outils habituel et complexe. Le répertoire souple d'utilisation d'outils et les assemblages cumulés impressionnants observés dans les populations sauvages de chimpanzés et d'orangs-outans sont uniques et fréquemment utilisés pour construire des modèles de référence sur la technologie des premiers hominidés. Certaines de ces populations de grands singes utilisent des outils en pierre, mais leur technologie est principalement basée sur des matériaux périssables qui seraient invisibles dans des vestiges archéologiques (McGrew, 1992). L'étude du comportement des grands singes sauvages permet de dépasser les contraintes de la conservation des matériaux et d'observer directement un large spectre d'utilisation d'outils. La variété des technologies constatée dans les populations actuelles de grands singes améliorera certainement notre compréhension des facteurs écologiques et sociaux qui ont façonné la culture matérielle des hominoïdes.

La prédation sur les termites constitue un excellent terrain pour examiner les facteurs gouvernant la diversité culturelle des chimpanzés. Plusieurs taxons de termites coexistent avec les chimpanzés dans toute leur aire de répartition, mais la pêche aux termites à l'aide d'outils est limitée à quelques populations de chimpanzés étudiées et à quelques espèces de termites. La description des formes de prédation sur les termites a révélé des différences entre les sous-espèces et même entre des communautés adjacentes (Collins et McGrew, 1985, 1987 ; Goodall, 1963, 1968 ; McGrew *et al.*, 1979 ; McGrew et Collins, 1985 ; McGrew et Rogers, 1983 ; Nishida et Uehara, 1980 ; Uehara, 1982). Certaines de ces différences sont attribuables à des variables environnementales (par exemple la distribution des faunes de termites), tandis que d'autres ont été décrites comme des traditions sociales ou des variants culturels entre groupes de

chimpanzés (Collins et McGrew, 1987 ; McGrew *et al.*, 1979 ; Nishida et Uehara, 1980 ; Uehara, 1982).

La sélection par les chimpanzés de certaines espèces de termites semble être basée sur la fréquence et la durée des périodes d'essaimage, l'accessibilité, la taille et le goût (Collins et McGrew, 1985). Les termites du genre *Macrotermes* sont les plus fréquemment consommées (Collins et McGrew, 1985 ; McGrew, 1992). Ce sont les plus grandes termites d'Afrique et elles se rencontrent dans de nombreux types d'habitats ; elles construisent différents types de nids, tous avec des champignonnières souterraines. Par exemple, *M. muelleri* construit de grands monticules épigés (nids dépassant de la surface du sol) au-dessus des nids souterrains, alors que *M. nobilis* construit des nids entièrement souterrains (McGrew et Rogers, 1983). Les *Macrotermes* sont le plus souvent extraites de leur nid à l'aide d'outils, alors que les termitières des *Pseudacanthotermes* et des *Cubitermes* sont renversées et les termites ramassées à la main (Newton-Fisher, 1999 ; Nishida et Uehara, 1980 ; Uehara, 1982).

L'interprétation des patterns géographiques des comportements d'utilisation d'outils, par exemple pour la pêche aux termites, s'est révélée difficile (McGrew *et al.*, 1979 ; McGrew, 1992). Bien que les chimpanzés sauvages soient étudiés en continu depuis plusieurs décennies dans des sites d'Afrique orientale et occidentale, les informations provenant de nouveaux sites d'étude ont continué à étendre la diversité connue de leur répertoire d'utilisation d'outils. D'après des signes indirects obtenus dans plusieurs sites d'Afrique centrale, les chercheurs ont suggéré que *Pan troglodytes troglodytes* utilise un ensemble d'outils unique comprenant de solides bâtons et de fines sondes de pêche pour extraire les *Macrotermes* spp. de leur nid (Bermejo et Illera, 1999 ; Fay et Carroll, 1994 ; Muroyama, 1991 ; Sabater Pi, 1974 ; Sugiyama, 1985 ; Suzuki *et al.*, 1995).

Les « bâtons à creuser les termitières » (« Termite Mound Digging Sticks ») sont plus épais et uniformes que les autres types d'outils utilisés pour la prédation sur les termites en Afrique orientale ou occidentale (Bermejo et Illera, 1999 ; Fay et Carroll, 1994 ; McGrew et Rogers, 1983 ; McGrew *et al.*, 1979 ; Muroyama, 1991, Sugiyama, 1985 ; Suzuki *et al.*, 1995). Les chercheurs ont émis l'hypothèse que les chimpanzés utilisent ces solides bâtons pour creuser des trous d'accès aux chambres souterraines des termitières. Des « sondes à galeries de termitières » (« Termite-Tunnel Probing-Stalks »), plus fines et flexibles, ont également été retrouvées sur des termitières en Afrique centrale (Bermejo et Illera, 1999 ; Fay et Carroll, 1994 ; McGrew et Rogers, 1983 ; Sugiyama, 1985 ; Suzuki *et al.*, 1995). On a rapporté que certaines de ces sondes herbacées avaient une extrémité effilochée semblable à des pinceaux et pourraient avoir été modifiées pour améliorer l'efficacité de l'extraction des termites. Bien que ces outils soient connus depuis plus de deux décennies dans des sites de toute l'Afrique centrale, les détails de leur fabrication et leur fonction spécifique dans la capture des termites n'avaient pas été confirmés par l'observation directe.

Nous rapportons ici les premières descriptions complètes de deux ensembles d'outils distincts utilisés par les chimpanzés pour la pêche aux termites dans le Triangle de Goulougo, en République du Congo. Ces ensembles sont composés d'au moins deux outils utilisés séquentiellement pour atteindre le même but (Brewer et McGrew, 1990). Contrairement aux récits anciens de chimpanzés utilisant des bâtons pour creuser dans les termitières, nous avons découvert que les bâtons solides servent à perforer les nids souterrains afin d'atteindre les chambres par un tunnel et y insérer la sonde de pêche utilisée pour extraire les proies. Ainsi, plutôt que de parler de « creuser », nous préférons décrire cette utilisation d'outil comme la

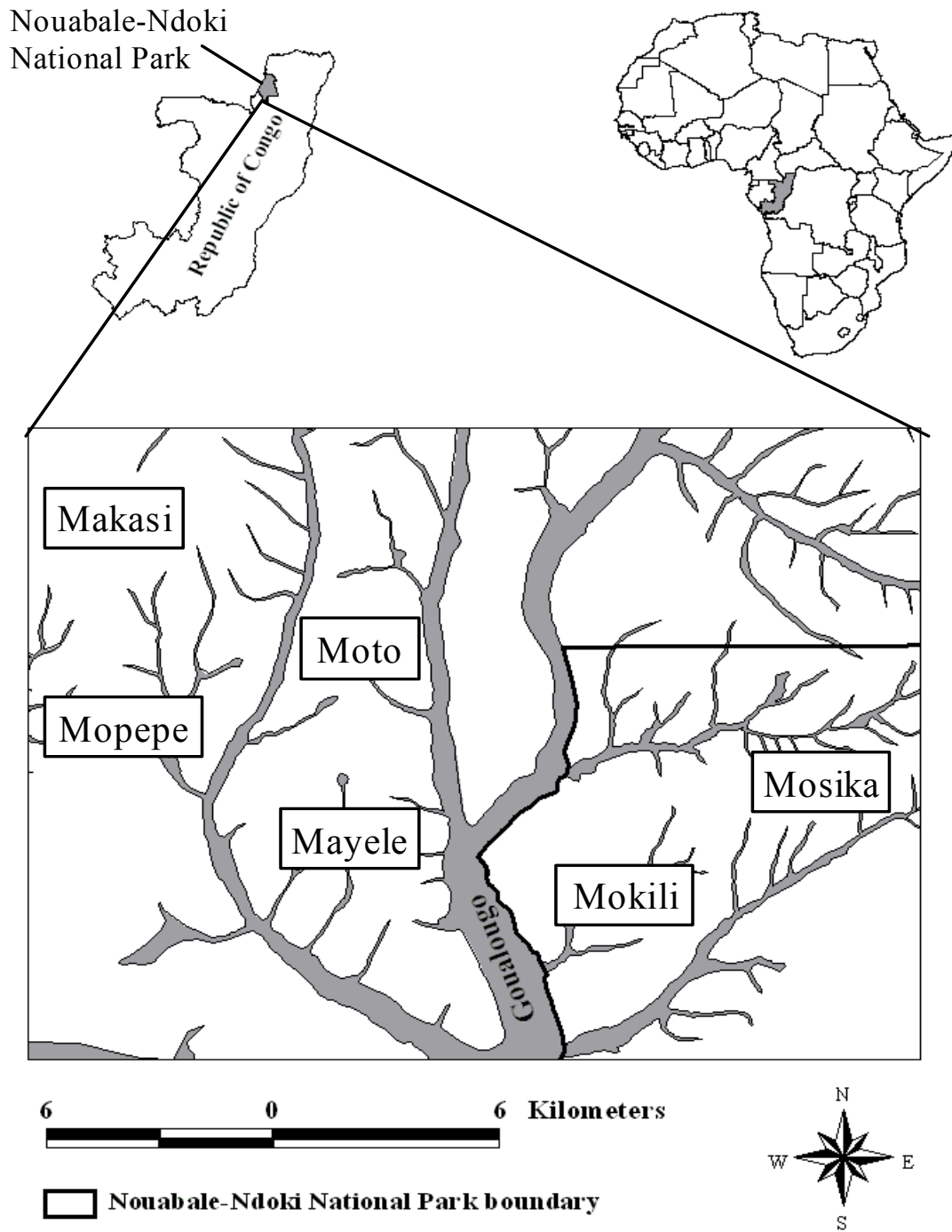
perforation d'une termitière. Les baguettes à percer et les sondes de pêche constituent un autre ensemble d'outils utilisé pour atteindre les termites dans les nids épigés. Nous décrivons également la fabrication des sondes de pêche à extrémité en brosse qui est actuellement unique aux chimpanzés d'Afrique centrale. Nous présentons des comptes-rendus ethnographiques sur les techniques d'utilisation d'outils et une quantification rigoureuse de la forme des outils afin de faciliter les comparaisons entre sites. Nous proposons également le suivi vidéo à distance comme méthode nouvelle pour étudier le comportement des chimpanzés sauvages avec un dérangement anthropique minimal. L'application réussie de cette technologie a des implications importantes pour l'orientation future des méthodologies de recherche en écologie comportementale.

## **Méthodes**

### Site d'étude et population

Le Triangle de Goualougo est situé dans le Parc National de Nouabalé-Ndoki (2°05' - 16°56' N ; 3°03' - 16°51' E), en République du Congo. La Figure 1 présente une carte de la zone d'étude. Celle-ci couvre 310 km<sup>2</sup> de forêt de plaine, à une altitude variant de 330 à 600 m. Le climat peut être décrit comme transitionnel entre les zones climatiques congo-équatoriale et sub-équatoriale (White, 1983). La pluviométrie est bimodale avec une grande saison des pluies d'août à novembre et une petite saison des pluies en mai. Les températures et pluviométries mensuelles moyennes ont été enregistrées au camp de base de la baie de Mbeli (République du Congo), à 17 km de la zone d'étude. La pluviométrie annuelle moyenne était de 1.728±47 mm entre 2000 et 2002 (E. Stokes, données non publiées). Les températures moyennes minimales et maximales pendant ces années étaient de 21.1° C et 26.5° C en 2000, 21.5° C et 26.8° C en 2001 et 21.9° C et 26.5° C en 2002, avec peu de variations saisonnières (E. Stokes, données non

Figure 1. Carte de la zone d'étude, et communautés de chimpanzés où des outils ont été collectés.



publiées). Quatre types de forêt sont reconnus dans la zone d'étude : forêt monodominante à *Gilbertiodendron*, forêt mixte à *Gilbertiodendron*, forêt mixte et forêt marécageuse.

L'échantillonnage a été focalisé sur la communauté Moto, constituée de 54 individus : 10 mâles adultes, 18 femelles adultes, 7 subadultes et 19 immatures. Les outils de cinq autres communautés de chimpanzés de la zone d'étude ont été collectés de façon opportuniste. Des recensements par transects linéaires des termitières dans la communauté Moto ont été effectués de mai à juillet 2003 (J. Dzohi-Epeni, données non publiées).

#### Protocoles de collecte de données

*Observations à distance des utilisations d'outils.* Six unités de suivi/enregistrement ont été utilisées pour surveiller les visites de chimpanzés à des termitières de septembre 2003 à février 2004. Ces unités étaient constituées d'un détecteur de mouvement passif à infrarouges, d'un logiciel développé pour cette étude (CHIMPCAM 1.0 et 2.0) et d'une caméra vidéo numérique (SONY DCR-TRV22). Ces composants étaient montés dans un caisson étanche. L'unité était fixée solidement entre 0.5 et 1.5 mètres du sol sur un tronc situé entre un et cinq mètres de la termitière. Immédiatement après que le détecteur infrarouge ait perçu un mouvement animal sur la termitière, le logiciel CHIMPCAM déclenchait la caméra pendant deux minutes. Si le détecteur percevait un autre mouvement pendant les deux minutes d'enregistrement, la caméra était réactivée pour deux minutes de plus. Cette séquence était répétée jusqu'à ce qu'aucun mouvement ne soit détecté pendant deux minutes ; la caméra était alors arrêtée.

*Notation des comportements d'utilisation d'outils.* Pour chaque enregistrement, les observateurs ont noté : les classes d'âge et de sexe des chimpanzés, l'identification des individus, les approches avec des matériaux, le type, la fabrication, la modification et l'utilisation d'outils.

Les définitions opérationnelles de période, session et épisode de comportements d'utilisation d'outils ont été basées sur Yamakoshi et Myowa-Yamakoshi (2004). Une période d'utilisation d'outils commençait avec l'insertion de l'outil dans le substrat du nid par un individu particulier. Elle se terminait lorsque le chimpanzé mangeait sa proie ou arrêtait la séquence. Une session de pêche aux termites était constituée d'une série de périodes par un individu sur une termitière donnée. Un épisode était défini par l'arrivée d'un groupe de chimpanzés ou d'un individu solitaire sur une termitière. Il se terminait lorsque tous les individus associés partaient.

*Collecte d'outils.* Les outils ont été collectés au cours de circuits « termitières » (décembre 2001 à décembre 2002) et *ad libitum* au cours des marches de reconnaissance quotidiennes dans la zone d'étude (janvier-juin 2001, octobre 2001-décembre 2002, août-novembre 2003). Le circuit « termitières » a été établi pour le contrôle de termitières identifiées le long d'un circuit de phénologie des arbres mis en place dans la zone d'étude en 2000. Le type de forêt et la localisation GPS (Garmin 12XL) ont été enregistrés pour toutes les autres termitières où des outils de chimpanzés ont été trouvés. Tous les outils intacts éparpillés autour de la termitière ou insérés dedans ont été mesurés (longueur, diamètre, longueur de la brosse). Les sondes herbacées étaient emportées au camp pour en prendre les mesures, mais les bâtons à perforer ont été mesurés sur place et identifiés pour éviter de répéter les mesures lors d'une visite ultérieure. Nous notions également l'espèce de plante utilisée pour fabriquer l'outil, les modifications (extrémité en brosse, écorce retirée, rameaux adjacents retirés etc.), ainsi que l'âge approximatif de chaque outil.

Les assemblages d'outils comprenant des outils d'âge différent sur une seule termitière indiquaient des visites répétées entre les circuits. Les matériaux utilisés pour les sondes et les bâtons à perforer étaient homogènes au sein de chaque type d'outil, ce qui a rendu possible la

définition de classes d'âges et de longévités approximatives des outils. Les outils frais avaient moins de trois jours et étaient définis comme étant verts, avec une extrémité en brosse flexible. Les outils récents avaient entre trois jours et une semaine. Une partie de la tige des outils récents était verte, mais l'extrémité en brosse n'était plus souple et pouvait être moisie ou brune. Les sondes de pêche restaient intactes pendant approximativement deux semaines, mais étaient classées comme vieilles lorsque la tige était complètement brune. Les outils très anciens étaient fragiles et montraient des signes de détérioration. Bien que l'habitat et le climat jouent sur le taux de dégradation, la longévité des sondes de pêche ne dépassait pas trois semaines. L'âge des bâtons à perforer était plus délicat à déterminer par l'apparence, mais les bâtons neufs avaient souvent une écorce verte et des fibres humides. Les bâtons récents étaient devenus bruns et les extrémités de l'outil étaient sèches. Les fibres des outils anciens étaient sèches mais intactes. Les outils très vieux étaient cassants et montraient des signes de détérioration. Certains bâtons à perforer persistaient et étaient utilisés pendant plus de six mois.

### Analyse des données

Tous les calculs statistiques ont été effectués avec SPSS 11.5 (SPSS Inc., 2002). Le niveau de significativité utilisé pendant cette étude était  $\alpha=0.01$ . L'égalité des variances entre variables a été évaluée par le test de Levene afin de déterminer si elle pouvait être supposée dans les tests statistiques suivants. Les différences des caractéristiques des outils ont été évaluées par des tests t avec échantillons indépendants et des ANOVA. Le test de Tukey par la méthode des différences significatives les plus élevées (« Tukey's HSD post hoc range test ») a été utilisé pour déterminer des sous-ensembles homogènes de moyennes. Un test du chi-carré a été utilisé pour comparer la fréquentation des termitières par les mâles et les femelles adultes aux valeurs attendues basées sur le sex-ratio de la communauté.

## Résultats

### Termitières

Bien que plusieurs types de termitières se rencontrent dans la zone d'étude du Triangle de Goualougo, il semble que l'utilisation d'outils par les chimpanzés pour pêcher les termites soit principalement focalisée sur les nids épigés et souterrains de *Macrotermes* spp. La densité de ces termitières sur les transects linéaires dans le Triangle de Goualougo était de 5.8 termitières par km. Toutefois, des outils de chimpanzés n'ont été trouvés que sur un tiers de ces termitières. Lors des marches de reconnaissance, nous avons documenté l'utilisation d'outils sur 98 termitières dans le territoire de la communauté Moto, certaines étant visitées plusieurs fois chaque mois. Le ratio de termitières souterraines par rapport aux termitières épigées exploitées par les chimpanzés était de 1:4.5.

Dix termitières du territoire de la communauté Moto ont été suivies pour obtenir des preuves indirectes de visite et d'utilisation d'outils pendant 12 mois consécutifs. Les termitières ont été visitées par les chimpanzés en moyenne 0.9 fois par mois, les plus visitées recevant 2.3 visites/mois et les moins visitées 0.3 visites/mois. Contrairement à la saisonnalité observée sur d'autres sites, des outils de pêche et de percement ont été trouvés sur les termitières pendant toute l'année.

Les bâtons solides et les sondes de pêche étaient associés à des structures souterraines complètement plates ou de moins d'un mètre de hauteur. Ces nids souterrains sont polycaliques, constitués de plusieurs petites chambres connectées par des galeries. Pour parvenir à extraire des termites, le chimpanzé doit percer une galerie à environ 30 cm de profondeur. La figure 3a représente la structure de la termitière. Lorsque le nid a été perturbé, plusieurs centaines de soldats arrivent dans la chambre et attaquent l'outil. Il n'y a pas de trous d'entrée ou de sortie

des termites visibles sur le sol au-dessus du nid car les termites creusent des tunnels pour rechercher leur nourriture à plusieurs mètres du nid, mais un examen attentif permet de voir où les chimpanzés ont d'abord enfoncé les bâtons à perforer.

Le percement des termitières concerne les nids épigés, qui atteignent  $1.8 \pm 1.0$  m de hauteur ( $n=97$ , amplitude=0.3, 4.4) et représentent jusqu'à 4.4 m<sup>3</sup> de terre. Les castes reproductrices vivent près du centre de la termitière, les couches externes étant constituées de tunnels menant à la surface ou de galeries de stockage de nourriture. La figure 3b présente un diagramme de la couche externe d'un nid épigé. La surface de la termitière est souvent couverte de trous d'entrée et de sortie visibles scellés par les ouvriers après utilisation. Après avoir inspecté la termitière, le chimpanzé ré-ouvre ces trous manuellement ou à l'aide d'une baguette à percer. La sonde de pêche est ensuite insérée dans la couche externe de la termitière, où les soldats arrivent pour défendre la brèche.

#### Suivi et enregistrement vidéo à distance

Au cours d'une période d'échantillonnage de six mois (714 jours de surveillance de termitières), les unités de suivi vidéo à distance ont enregistré 69 visites de groupes de chimpanzés sur huit termitières. Contrairement aux résultats tirés des assemblages d'outils retrouvés sur les circuits « termitières » (moyenne de 0.9 visites par mois), le suivi vidéo à distance a montré que chaque termitière reçoit en moyenne  $2.3 \pm 1.4$  visites de groupes par mois. Chaque termitière reçoit en moyenne  $3.8 \pm 2.3$  chimpanzés par mois, avec moins d'un chimpanzé par mois pour certaines termitières, et plus de 10 individus par mois dans les endroits préférés. La taille moyenne des groupes venant aux termitières est de  $1.8 \pm 1.0$  individus. Il est probable que la taille réelle des groupes en déplacement soit supérieure, mais que certains individus ne viennent pas aux termitières. Les femelles adultes sont les visiteurs les plus fréquents

(représentant 36% de tous les individus), suivies par les mâles adultes (22%). Toutefois, ces taux de visite ne diffèrent pas de ce que le sex-ratio biaisé vers les femelles laisse attendre ( $X^2=0.73$ ,  $ddl=1$ , n.s.).

Nous avons pu identifier 82% des chimpanzés filmés sur les termitières. Lorsque l'identification était impossible, cela était dû au fait que les traits caractéristiques n'étaient pas visibles. Vingt-neuf des 54 chimpanzés de la communauté Moto sont représentés dans cet échantillon. Ces données de capture-recapture confirment que les individus visitent de façon répétée les termitières situées sur le territoire de la communauté Moto. Le nombre moyen de visites par des individus connus a été de  $3.4 \pm 2.3$  visites pendant les six mois d'étude, certains individus étant observés en huit occasions.

L'utilisation d'outils a été observée lors de plus de la moitié des visites, la fréquence augmentant lorsque les chimpanzés se sont habitués aux unités de suivi vidéo. La figure 2 présente le nombre moyen de visites, les outils et leur utilisation sur les termitières suivies par vidéo lors de la période d'étude. Nous interprétons cette tendance à l'augmentation du nombre d'outils utilisés par rapport au nombre de visites et d'outils observés sur les termitières par une habitude aux unités de suivi plutôt que par une saisonnalité dans la prédation sur les termites.

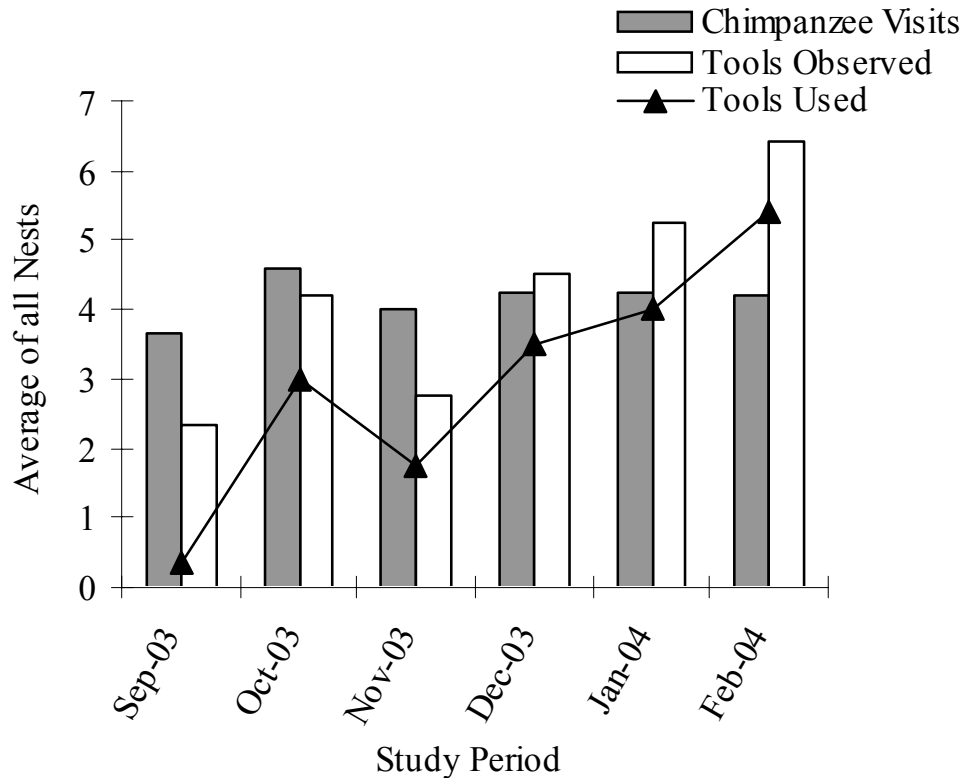


Figure 2. Nombre moyen de visites, d'outils et d'utilisations d'outils aux termitières épigées suivies avec des unités de vidéo à distance.

Lors des premières visites, les chimpanzés arrivaient avec des outils mais repartaient lorsqu'ils avaient remarqué la caméra. Le nombre d'outils observés et utilisés dépasse ensuite le nombre de chimpanzés venant aux termitières, ce qui indique que les individus restaient davantage et utilisaient plusieurs outils lors de la même visite. La durée moyenne des visites a augmenté au cours de la période d'étude. Elle était inférieure à une minute lors du premier mois après l'installation des caméras près des termitières, puis est passée à 12 minutes avec des contacts durant jusqu'à 41 minutes lors des deux derniers mois de la période d'échantillonnage.

Description des transports d'outil, des techniques et de la fabrication des extrémités en brosse

*Transport d'outils.* Les caméras ont enregistré en 45 occasions des chimpanzés arrivant avec des bâtons à percer et/ou des outils de pêche. Tous les outils étaient transportés par des adultes et appropriés au type de termitière où ils arrivaient. Dans l'annexe I en ligne, le fichier vidéo montre une femelle adulte arrivant sur une termitière souterraine en transportant une sonde de pêche. En sept occasions, un chimpanzé est arrivé en transportant un bâton solide et une sonde de pêche ; il s'agissait à chaque fois d'un nid souterrain nécessitant d'être percé avant de pouvoir y pêcher. Les chimpanzés n'ont jamais été observés arrivant seulement avec un bâton à perforer sur une termitière souterraine ou épigée : cet outil n'aurait pas été efficace seul pour un nid souterrain, ni approprié pour une termitière épigée, pour laquelle des baguettes à percer et des sondes de pêche sont utilisées. Des chimpanzés sont arrivés aux termitières en ne transportant que des sondes de pêche en 38 occasions, 82% de ces visites concernant des nids épigés et 18% des nids souterrains sur lesquels des outils à percer étaient déjà présents. L'observation directe a montré que des sondes de pêche neuves sont fabriquées chaque jour, mais qu'elles sont parfois transportées et réutilisées sur plusieurs termitières. Au contraire, 69% des chimpanzés observés perçant des termitières ont réutilisé des bâtons laissés autour des nids souterrains lors d'autres visites, au lieu de transporter de nouveaux bâtons à chaque session.

*Perforation des termitières souterraines.* Nous avons effectué 41 observations de chimpanzés perforant des termitières avec de solides bâtons. L'annexe B en ligne présente le film d'un mâle adulte perforant un nid souterrain. Afin de localiser un emplacement adéquat, le chimpanzé observe la surface du sol et peut même aller inspecter les emplacements de plusieurs anciens trous de pêche. Il balaie ensuite avec une main la litière et les débris sur le sol. Se tenant au-dessus du point choisi, le chimpanzé pointe l'extrémité d'un bâton fort et lisse à l'endroit qui a été déblayé et commence à l'enfoncer dans le sol, les deux mains agrippant la partie médiane

du bâton (voir figure 3a). Il utilise parfois un pied pour tenir l'outil en se servant de son poids pour l'enfoncer encore plus dans le sol. Lorsqu'il a atteint la profondeur désirée, l'outil est retiré en le tirant avec les deux mains, le chimpanzé se tenant debout. L'extrémité de l'outil ou le point d'insertion est alors fréquemment senti ou inspecté visuellement. Il est possible de savoir si la termitière a été perforée par des changements de substrat lorsque l'outil est enfoncé, ou par l'odeur des termites tuées par le bâton à perforer. En treize occasions, les chimpanzés ont atteint la termitière et inséré une fine sonde de pêche à extrémité en brosse dans le tunnel pour extraire les termites. Si le nid n'a pas été perforé ou si les termites ont fui dans une autre chambre, le processus de percement est répété.

*Percement des termitières épigées.* Nos enregistrements vidéo à distance ont révélé un nouvel ensemble d'outils dans cette population, constitué de baguettes à percer et de sondes de pêche. L'annexe C en ligne présente le film d'une femelle adulte perçant une termitière épigée et y pêchant. Des chimpanzés ont été observés en 20 occasions utilisant une baguette à percer pour ré-ouvrir des trous d'entrée/sortie de termites à la surface de nids épigés, après avoir essayé sans succès de les ouvrir manuellement. Les baguettes à percer sont tenues précisément, l'extrémité appuyant sur la surface de la termitière (voir figure 3b). L'extrémité de l'outil est utilisée pour repousser la terre placée par les termites pour sceller le trou. Le bouchon de terre fait moins d'un centimètre d'épaisseur et est relativement tendre par rapport à la structure cimentée de la termitière. Quand le trou a été ouvert et que les débris ont été nettoyés manuellement ou avec l'extrémité de la branchette, le chimpanzé insère une sonde de pêche à extrémité en brosse dans la cavité pour en extraire les termites. Les chimpanzés ont été observés perçant la termitière en plusieurs endroits au cours de la même visite, et les mêmes trous sont souvent ré-ouverts au cours de visites successives.

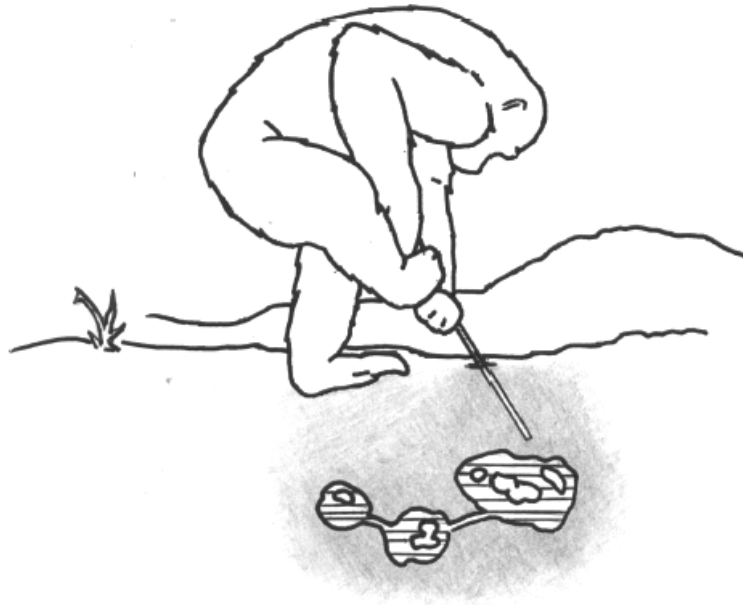


Figure 3a. Mâle adulte utilisant un bâton à perforer sur une termitière souterraine. Sur la coupe, la chambre de la termitière et les tunnels associés sont visibles sous la surface du sol.

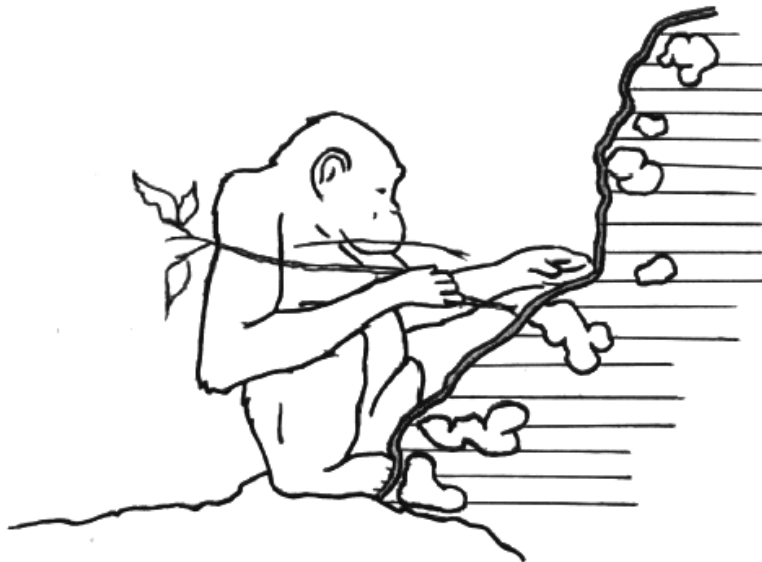


Figure 3b. Femelle adulte utilisant une baguette à percer pour ouvrir des trous de sortie de termites sur la surface d'un nid épigé. Elle tient une sonde de pêche à extrémité en brosse dans sa bouche. Remarquer également la paroi protectrice extérieure et les chambres périphériques dans la termitière.



Figure 3a. Mâle adulte utilisant un bâton à perforer sur une termitière souterraine. Sur la coupe, la chambre de la termitière et les tunnels associés sont visibles sous la surface du sol.



Figure 3b. Femelle adulte utilisant une baguette à percer pour ouvrir des trous de sortie de termites sur la surface d'un nid épigé. Elle tient une sonde de pêche à extrémité en brosse dans sa bouche.

*Fabrication et utilisation des sondes de pêche à extrémité en brosse.* La fabrication des sondes de pêche se fait typiquement en trois étapes avant de pouvoir l'utiliser pour extraire les termites : la longueur de la tige est raccourcie lorsqu'elle est sélectionnée dans une touffe ou plus tard, la feuille est retirée d'une extrémité et l'autre extrémité est transformée en brosse. Grâce aux caméras, les chimpanzés ont été observés modifiant 95% des sondes de pêches fabriquées près des termitières, ce qui représente 22 observations de fabrication de brosses. Après avoir pris une seule tige dans une touffe, le chimpanzé retire la feuille de l'extrémité distale avec sa bouche. Une extrémité de l'outil est ensuite tirée latéralement à travers les dents partiellement jointes (généralement les molaires) à plusieurs reprises pour l'effiloche et former une brosse. Certains individus ont été observés mordant l'extrémité de l'outil avec leurs incisives pour séparer les fibres.

Comme l'extrémité en brosse est très flexible, une technique spécifique est nécessaire pour insérer l'outil dans la termitière. Le chimpanzé humidifie tout d'abord la brosse avec de la salive et la tire rapidement entre ses mains ou dans sa bouche pour renforcer et compacter les fibres, avant de l'insérer dans la termitière. Le renforcement de la brosse est effectué presque à chaque fois que l'outil est inséré dans la termitière et les outils ne rentrant pas correctement sont renforcés à nouveau avant un nouvel essai.

La sonde de pêche à extrémité en brosse est retirée d'un mouvement rapide, l'autre bras soutenant parfois la tige. Les chimpanzés retirent les termites du bout de la sonde par deux méthodes : en attrapant directement les termites des fibres de la brosse avec les lèvres, ou en les prenant sur le poing après avoir passé la main fermée le long de l'herbe pour en retirer les termites (voir McGrew, 1974 et Yamakoshi et Myowa-Yamakoshi, 2004 pour une description de ces comportements avec les fourmis). Les chimpanzés ont également été observés "épongeant"

les insectes avec le dos de la main ou les poignets, les insectes étant alors retirés des poils des bras avec les lèvres (voir Lawick-Goodall, 1968 pour la description originale de ce comportement à Gombe).

Tableau A1. Comparaison des longueurs et diamètres des outils de fonctions différentes. Les trois plus grandes proportions de longueur ou de diamètre pour chaque type d'outil sont soulignées pour montrer leur distribution au sein des fonctions des outils.

	% Termite Puncturing Sticks	% Termite Fishing Probes	% Termite Perforating Twigs
<b>Tool Length</b>			
0-20 cm	4	2	11
21-30 cm	<b>19</b>	13	16
31-40 cm	<b>31</b>	<b>27</b>	11
41-50 cm	<b>25</b>	<b>31</b>	<b>16</b>
51-60 cm	13	<b>17</b>	<b>21</b>
61-70 cm	5	7	<b>16</b>
71-80 cm	2	2	0
81-90 cm	2	0	5
91-100 cm	1	0	5
101-110 cm	0	0	0
111-120 cm	0	0	0
121-130 cm	0	0	0
>131 cm	0	0	0
N	332	852	19
Avg±Stdev (cm)	40.6±14.2	43.1±12.8	47.0±23.0
<b>Tool Diameter</b>			
0-2 mm	1	<b>8</b>	0
3-4 mm	1	<b>37</b>	<b>16</b>
5-6 mm	5	<b>51</b>	<b>74</b>
7-8 mm	<b>24</b>	4	<b>11</b>
9-10 mm	<b>36</b>	0	0
11-12 mm	<b>25</b>	0	0
13-14 mm	6	0	0
>15 mm	2	0	0
N	315	848	19
Avg±Stdev (mm)	9.6±2.3	4.5±1.3	5.4±1.1

### Caractéristiques des outils

Au total, 332 bâtons à perforer et 852 sondes de pêches ont été récupérés lors des circuits “termitières” et des collectes *ad libitum* dans les territoires de six communautés de chimpanzés. Comme les branches à percer n’ont été identifiées que lors de la dernière période de cette étude, l’échantillon est limité à 19 outils provenant de deux communautés. Le tableau 1 présente une comparaison de ces outils avec ceux utilisés pour la prédation sur les termites dans d’autres sites d’étude des chimpanzés.

*Bâtons à perforer.* Les bâtons à perforer ont une longueur moyenne de  $40.6 \pm 14.2$  cm ( $n=332$ , amplitude=11-95) et un diamètre moyen de  $9.6 \pm 2.3$  mm ( $n=315$ , amplitude=1-18). Au total, 98% de ces outils ont été fabriqués avec du bois de *Thomandersia hensii*, toutes les feuilles étant retirées. Il n’y a généralement pas de branches tertiaires chez cette espèce, mais 47% des bâtons à perforer avaient été écorcés involontairement à cause des insertions répétées dans les termitières. Les deux extrémités de l’outil peuvent être utilisées pour perforer les termitières souterraines.

*Sondes de pêches.* Bien qu’ayant une longueur moyenne similaire à celle des bâtons à perforer, soit  $43.1 \pm 12.9$  cm ( $n=852$ , amplitude=11-104), les sondes de pêches sont moitié moins épaisses avec un diamètre moyen de  $4.5 \pm 1.3$  mm ( $n=848$ , amplitude=1-11). Contrairement aux bâtons à perforer en bois, les sondes de pêches sont toujours faites de matériaux herbacés flexibles. Au total, 96% des sondes de pêches ont été fabriquées avec du *Sarcophrynium* spp., les 4% restant étant fabriquées avec *Haumania danckelmaniana*, *Ataenidia conferta*, *Megaphrynium*

Tableau 1. Outils utilisés pour la prédation sur les termites dans plusieurs sites d'étude des chimpanzés.

	"Dig" or Puncture Termite Nest				Termite Fish			
	N	Length (cm)	N	Diameter (mm)	N	Length (cm)	N	Diameter (mm)
<b><i>Pan troglodytes schweinfurthii</i></b>								
Gombe, Tanzania <sup>a</sup>					145	30.7	32	4
Mahale, Tanzania <sup>b</sup>					97	54.6		
<b><i>Pan troglodytes troglodytes</i></b>								
Goualougo, Republic of Congo <sup>c</sup>	332	40.6±14.2	315	9.6±2.3	852	43.1±12.9	848	4.5±1.3
Guga, Republic of Congo <sup>d</sup>	66	52.7±15.1	35	10.9±2.8	42	50.8±9.5		
Lossi, Republic of Congo <sup>e</sup>	169	56.6±12.9	159	9.8±2.3	107	54.3±11.6	78	3.9±0.9
Bai Hokou, Central African Republic <sup>f</sup>	74	58.7±18.3	72	12.3±3.5	62	50.5±17.5	41	4.1±1.1
Campo, Cameroon <sup>g</sup>	110	46.8±8.3	111	9.9±1.6	4	30.5		
Campo, Cameroon <sup>h</sup>	81	44.5±9.2	81	9.0±1.6	16	44.4±5.0	16	4.0
Okorobiko, Cameroon <sup>i</sup>	46	49.7	46	11	--	--	--	--
Belinga, Gabon <sup>j</sup>	2	68, 76	2	14, 18	23	37.8	23	3-4
<b><i>P.t.verus</i></b>								
Assirik, Senegal <sup>i</sup>					173	32.5	12	2.5

<sup>a</sup>= McGrew *et al.*, 1979; <sup>b</sup>= Uehara, 1982; <sup>c</sup>=this study; <sup>d</sup>=Suzuki *et al.*, 1995; <sup>e</sup>= Bermejo and Illera, 1999; <sup>f</sup>=Fay and Carroll, 1994; <sup>g</sup>=Sugiyama, 1985; <sup>h</sup>=Muroyama, 1991; <sup>i</sup>=Jones and Sabater Pi, 1969; McGrew *et al.*, 1979, Sabater Pi, 1974; <sup>j</sup>=McGrew and Rogers, 198.

Tableau A2. Caractéristiques des bâtons à perforer collectés dans la communauté Moto.

Nest	Stick Length		Stick Diameter	
	N	Mean±StDev (cm)	N	Mean±StDev (mm)
BL-3	16	44.0±16.6	16	8.8±2.0
DM-1	8	50.1±12.5	8	9.9±1.8
WP-2	29	48.0±14.3	31	9.3±2.4
Total	53	47.1±14.7	55	9.3±2.2
ANOVA		df=2 F=0.6 n.s.		df=2 F=0.3 n.s.

sp., et une herbacée non identifiée pour sept outils. La plupart des outils étaient constitués d'une tige auxquelles les feuilles avaient été retirées et où une extrémité était intentionnellement transformée en brosse. Des extrémités en brosse ont été trouvées sur 81% des sondes de pêches, mais les films ont montré que seules les sondes ayant une brosse sont utilisées pour extraire les termites. Il est donc probable que les outils abandonnés sans brosse et trouvés près des termitières n'ont pas été utilisés. La longueur moyenne de la brosse est de 11.9±5.3 cm (n=684, amplitude=0.3-45.4), représentant approximativement 29% de la longueur de l'outil (n=684, écart-type=12.5%). Seule l'extrémité avec une brosse est insérée dans la termitière. Cependant, la brosse ne représente qu'une partie de la longueur fonctionnelle de l'outil car la tige est partiellement insérée dans la termitière.

*Baguettes à percer.* Les baguettes à percer ont une longueur moyenne de 47.0±23.0 cm (n=19, amplitude =5-91) et un diamètre moyen de 5.4±1.1 mm (n=19, amplitude =3-8). La forme de ces outils varie beaucoup, du petit segment de branchette droit de quelques centimètres de long à la grande branche peu maniable avec plusieurs rameaux feuillus. Contrairement aux matériaux spécifiques utilisés pour les sondes de pêches et les bâtons à perforer, les baguettes à

percer sont fabriquées avec des matériaux situés à proximité de la termitière, quelle que soit l'espèce. Une seule extrémité de ces outils est utilisée pour perforer le nid, très probablement parce que l'autre extrémité conserve de la végétation intacte. Quelques-uns ont été trouvés avec les branches distales enlevées, mais beaucoup ne sont pas modifiés. Les fibres de bois au bout de ces baguettes sont occasionnellement effilochées à cause de la pression exercée sur la surface de la termitière, ou à cause du nettoyage de la terre du trou. Nous n'avons pas observé les chimpanzés modifier intentionnellement ces outils pour en effiloche le bout, comme avec les sondes de pêche à extrémité en brosse ; cet effilochage semble plutôt dû aux insertions répétées dans la termitière. Ces outils ne sont jamais utilisés pour extraire les termites ; lorsqu'un trou a été pratiqué sur la termitière, une sonde de pêche à extrémité en brosse est utilisée à cet effet. Le même outil à percer est fréquemment réutilisé plusieurs fois lors d'une période de pêche aux termites, mais pas lors de visites ultérieures.

*Comparaison des types d'outils.* La longueur et le diamètre des outils ayant différentes fonctions pour la prédation sur les termites par les chimpanzés du Triangle de Goulougo sont présentés au tableau A1 en annexe. On constate des différences significatives de longueur et de diamètre de ces types d'outils (ANOVA<sub>longueur</sub> ddl=2, F=5.3, p<0.01 ; ANOVA<sub>diamètre</sub> ddl=2, F=745.4, p<0.01). Les distributions des longueurs des outils se chevauchent, les baguettes à percer montrant la plus grande variation. Des distributions plus distinctes existent pour les diamètres, les bâtons à percer étant plus gros que les sondes et baguettes à percer.

#### Comparaisons intra et inter-communautés

*Différences au sein de la communauté Moto.* Au total, nous avons collecté des assemblages comprenant au moins dix outils sur quatorze termitières épigées et trois termitières souterraines dans la communauté Moto. Les tableaux A2 et A3 en annexe présentent les

caractéristiques physiques des sondes de pêches et des bâtons à perforer collectés sur des termitières visitées à plusieurs reprises. Il n'y a pas de différences significative de ces caractéristiques parmi les assemblages trouvés sur chacune de ces termitières dans la même communauté (bâtons à perforer : ANOVA<sub>longueur</sub> ddl=2, F=0.6, n.s. ; ANOVA<sub>diamètre</sub> ddl=2, F=0.3, n.s. ; sondes de pêches : ANOVA<sub>longueur</sub> ddl=13, F=1.4, n.s. ; ANOVA<sub>diamètre</sub> ddl=13, F=0.8, n.s. ; ANOVA<sub>brosse</sub>, ddl=13, F=1.5, n.s.).

Tableau A3. Caractéristiques des sondes de pêches collectées dans la communauté Moto.

Nest	Probe Length		Probe Diameter		Probe Brush-tip	
	N	Mean±StDev (cm)	N	Mean±StDev (mm)	N	Mean±StDev (cm)
BD-1	31	40.2±10.3	31	3.9±1.5	21	11.0±5.2
BL-1	46	44.6±12.5	46	4.6±1.2	43	12.0±4.6
BL-2	69	40.4±12.0	69	4.4±1.3	54	10.4±4.1
BL-3	19	43.7±14.2	19	4.6±1.3	17	9.5±4.0
BL-4	34	41.6±12.1	34	4.5±1.2	31	11.4±4.9
CA-1	22	41.6±9.4	22	4.2±1.3	20	12.0±3.1
CA-2	10	46.8±12.4	10	4.9±1.0	8	15.6±7.6
DM-1	19	41.8±13.8	18	4.7±2.1	16	10.3±6.1
DM-2	24	39.3±15.8	24	4.5±1.6	22	12.6±5.7
EP-1	41	48.1±11.4	41	4.3±1.0	28	13.2±4.3
SB-1	72	42.6±11.7	71	4.5±1.3	56	11.4±5.2
SB-2	12	41.8±6.5	12	4.2±1.5	12	13.6±6.0
SB-4	29	41.4±11.3	29	4.6±1.1	21	11.4±6.5
WP-2	22	44.6±13.4	22	4.6±1.2	21	12.8±6.2
Total	450	42.6±12.1	448	4.5±1.3	370	11.6±5.1
ANOVA		df=13 F=1.4 n.s.		df=13 F=0.8 n.s.		df=13 F=1.5 n.s.

*Différences entre communautés du Triangle de Goulougo.* Le tableau 2 compare les caractéristiques des outils entre les communautés. La longueur des bâtons à perforer (ANOVA, ddl=4, F=14.5, p<0.01), celle des sondes de pêche (ANOVA, ddl=3, F=5.4, p<0.01) et celle des

extrémités en brosse (ANOVA,  $ddl=3$ ,  $F=11.4$ ,  $p<0.01$ ) différent entre les communautés au sein du Triangle de Goulougo, mais les diamètres des outils sont similaires (bâtons à perforer : ANOVA<sub>diamètre</sub>  $ddl=4$ ,  $F=1.1$ , n.s. ; sonde de pêche : ANOVA<sub>diamètre</sub>  $ddl=3$ ,  $F=1.4$ , n.s.). Les longueurs des bâtons à perforer de chaque communauté forment un sous-ensemble homogène, à l'exception de ceux de la communauté Mosika, où ils sont plus longs. Deux sous-ensembles de longueurs de sondes de pêche au sein des communautés ont été notés : certaines utilisent des sondes plus longues, d'autres des sondes plus courtes. Les membres de la communauté Mayele utilisent des brosses plus longues que ceux de toutes les autres communautés échantillonnées.

Tableau 2. Comparaison des caractéristiques des outils entre les communautés.

Community	Termite Nest Puncture			Termite Fish			Brush-tip	
	N	Length (cm)	Diameter (mm)	N	Length (cm)	Diameter (mm)	N	Brush (cm)
Moto	163	42.5±14.5	9.4±2.3	707	43.1±12.9	4.5±1.3	586	11.9±5.1
Mopepe	52	34.5±11.1	9.8±2.4	56	46.4±12.7	4.5±1.4	20	11.5±4.7
Mayele	33	37.4±9.6	10.1±2.8	34	46.8±10.6	5.0±1.2	28	17.0±6.2
Mosika	41	51.8±15.7	1.0±2.4	-	-	-	-	-
Mokili	47	34.1±9.2	9.9±2.1	-	-	-	-	-
Makasi	-	-	-	48	37.4±12.3	4.5±1.1	45	9.9±4.8
Total	330	40.7±14.1	9.6±2.3	845	43.1±12.9	4.5±1.3	679	11.9±5.3
		df=4	df=4		df=3	df=3		df=3
ANOVA		F=14.5	F=1.1		F=5.4	1.4		F=11.4
		p<0.01	n.s.		p<0.01	n.s.		p<0.01

## Discussion

Nous avons apporté des preuves concluantes sur le fait que les chimpanzés d'Afrique centrale utilisent des technologies différentes pour capturer les termites de celles des populations d'Afrique orientale et occidentale, ce qui ajoute à la complexité connue de la culture matérielle de cette espèce. Les chimpanzés du Triangle de Goulougo emploient des ensembles d'outils

différents pour atteindre les termites dans les termitières souterraines et épigées de *Macrotermes* spp. A l'aide d'un système de caméras vidéos à distance, les chimpanzés du Triangle de Goualougo ont été observés arrivant aux termitières avec les matériaux appropriés, fabriquant des sondes de pêche à extrémité en brosse, utilisant des bâtons à perforer en combinaison avec les sondes de pêches pour atteindre les nids souterrains, et des baguettes à percer pour ouvrir les termitières épigées avant d'extraire les termites avec des sondes.

Les chimpanzés ont été observés utilisant des sondes de pêches dans de nombreux sites en Afrique, mais le percement ou la perforation des termitières est limité à l'aire de répartition de la sous-espèce d'Afrique centrale. D'après la distribution des différentes technologies d'outils de pêche aux termites, McGrew *et al.* (1979) ont proposé trois inventions distinctes de la pêche aux termites. Ils ont suggéré que la technologie des sondes soit apparue séparément dans les forêts-savanes arborées-savanes herbeuses en Afrique orientale et en Afrique occidentale et que la technologie de perforation (synonyme d'excavation (« digging »), mais nommée perforation (« puncturing ») dans cet article) soit apparue dans les forêts habitées par le chimpanzé d'Afrique centrale. McGrew *et al.* (1979) ont suggéré quatre situations qui montreraient que ces hypothèses sont fausses, 1) si une population isolée montrait ces technologies, 2) si deux populations étudiées étaient contiguës mais une seule montrait une technologie particulière d'outils de pêche aux termites, 3) si une population de forêts-savanes arborées-savanes herbeuses pratiquait la perforation ou si une population de forêt montrait un comportement de pêche, ou 4) si une population utilisait les deux techniques. Dans ce rapport, nous avons présenté des technologies utilisées habituellement par les chimpanzés du Triangle de Goualougo pour capturer les termites qui satisfont clairement aux troisième et quatrième conditions pour invalider

l'affirmation de McGrew *et al.* (1979) sur l'origine séparée des coutumes de pêche et de perforation.

Les ensembles d'outils sont constitués de plus d'un type d'outil, ce qui implique qu'un individu comprenne le rôle associatif de chaque outil pour accomplir une tâche spécifique (Sugiyama, 1997). Bien que l'utilisation multiple d'outils soit rare chez les chimpanzés sauvages, nous avons clairement différencié deux ensembles d'outils fréquemment utilisés par les chimpanzés du Triangle de Goulougo pour capturer les termites. La visite des termitières par au moins la moitié de la communauté Moto, des assemblages similaires collectés dans d'autres communautés de la zone d'étude, et les ensembles d'outils trouvés dans d'autres sites de la région suggèrent que l'utilisation séquentielle d'outils est habituelle dans cette population (Bermejo et Illera, 1999 ; Fay et Carroll, 1994 ; Suzuki *et al.*, 1995). Dans ce rapport, nous fournissons également des données quantitatives sur les différences des caractéristiques des outils entre des communautés de chimpanzés adjacentes. Toutefois, l'attribution de ces variations à des contraintes écologiques ou à des coutumes sociales demandera des recherches comparatives détaillées sur les faunes de termites et les matériaux dans les différents sites.

Une grande variabilité de la consommation des termites a été rapportée selon les sites, mais il est évident que ces insectes sociaux sont une composante importante de l'écologie alimentaire des chimpanzés dans certaines communautés. A Gombe, les adultes peuvent passer plus de 10% de leur journée à pêcher les termites certains mois, et les termites sont le cinquième item alimentaire le plus commun pour les femelles (McGrew *et al.*, 1979 ; Pandolfi *et al.*, manuscrit non publié cité par Pandolfi *et al.*, 2003). Des différences selon les sexes sont apparentes pour la pêche aux termites à Gombe (McGrew, 1979, 1992). A Goulougo, les femelles adultes avec des jeunes dépendants sont les plus fréquentes aux termitières. Toutefois,

cette différence selon les sexes n'est pas significative lorsque le sex-ratio de la population est pris en compte. Les termitières sont visitées régulièrement toute l'année sur ce site et dans deux autres sites en Afrique centrale (Okorobiko : Sabater Pi, 1979 ; Guga : Suzuki *et al.*, 1995). Les termites sont également consommées toute l'année à Gombe, mais des pics sont observés au début de la saison des pluies (McGrew *et al.*, 1979). De façon similaire, une fréquence élevée de la pêche aux termites en saison des pluies est connue à Mahale et Assirik (McGrew *et al.*, 1979 ; Uehara, 1982). Le suivi continu à long terme et la quantification des différences entre sexes et des variables écologiques sont nécessaires pour déterminer les facteurs associés à la fréquence de la prédation sur les termites dans ce site.

#### Caractéristique des outils

Des différences claires ont été constatées dans la forme des outils ayant des fonctions différentes. Pour la prédation sur les termites, les chimpanzés fabriquent de façon cohérente des outils avec des matériaux spécifiques, ayant des longueurs uniformes et des diamètres adaptés à des tâches distinctes (tableau 1 en annexe). De plus, les outils utilisés par les chimpanzés en Afrique centrale pour extraire les termites de leur nid diffèrent de ceux utilisés en Afrique orientale et occidentale tels que décrits par McGrew *et al.* (1979).

Les chimpanzés de Goualougo sélectionnent spécifiquement *Thomandersia hensii* pour atteindre les termitières souterraines. Des préférences similaires pour des matériaux destinés à des outils de prédation sur les termites ont également été observées à Baye Houkou et Assirik (Fay et Carroll, 1994 ; McBeath et McGrew, 1982). Nous avons essayé de perforer une termitière avec des bâtons de mêmes longueur et diamètre mais provenant d'autres espèces d'arbres, mais aucun n'a pu créer un tunnel jusqu'au nid permettant d'y pêcher. Bien que *Thomandersia hensii* soit une des espèces d'arbres les plus communes dans les forêts de Ndoki,

on n'en trouve pas toujours à proximité immédiate des termitières. En retraçant l'itinéraire des chimpanzés, nous avons souvent pu trouver l'endroit où le matériau brut pour faire les outils avait été collecté, ce qui indiquait qu'il avait été spécifiquement sélectionné et transporté vers des termitières précises. Plusieurs pieds de *Thomandersia* sources de matériau pour les bâtons à perforer étaient à plusieurs dizaines de mètres de la termitière, non visibles de l'endroit où l'outil était utilisé, et visités par les chimpanzés à plusieurs reprises pour collecter du matériau brut.

Les chimpanzés sélectionnent également les matériaux utilisés pour fabriquer les sondes de pêche. Plutôt que de prendre des matériaux à portée de main comme cela a été décrit par McGrew *et al.* (1979) à Gombe et Assirik, 96% des sondes de pêches à Goualougo sont faites de tiges de *Sarcophrynium* spp. McGrew et Collins (1985) rapportent que le choix du matériau dépend de la disponibilité saisonnière des plantes autour de la termitière. Pourtant, la majorité des sondes de pêche aux termites dans la région sont fabriquées avec des tiges lisses et souples de Marantacées qui sont abondantes et disponibles toute l'année dans la zone (Bermejo et Illera, 1999 ; Fay et Carroll, 1994). Les chimpanzés sont beaucoup moins sélectifs dans le choix du matériau pour les baguettes à percer que pour les autres types d'outil utilisés pour la prédation sur les termites. La destination de l'outil et la flexibilité de sa forme fonctionnelle autorisent les chimpanzés à fabriquer des baguettes à percer à partir de la végétation entourant la termitière, plutôt que de sélectionner des matériaux spécifiques et de les transporter en prévision de l'extraction des termites.

L'utilisation répétée par les chimpanzés des outils périssables fournit un aperçu précieux sur les patterns d'utilisation d'outils des hominoïdes. Les sondes de pêches sont transportées d'une termitière à l'autre au cours de la même journée, mais nous n'avons jamais observé qu'elles soient dissimulées sur les sites. Les outils à perforer sont laissés sur les sites d'utilisation

d'outils et réutilisés par les visiteurs suivants. Cette différence dans la réutilisation des outils peut être due à la différence de matériau. Les sondes de pêche herbacées ne sont plus fonctionnelles après seulement quelques jours, tandis que les bâtons à perforer restent efficaces pendant plusieurs mois.

Dans le passé, des chercheurs ont suggéré que les bâtons à perforer laissés enfoncés dans la termitière pourraient fonctionner comme des bouchons pour accéder à des trous qui seraient ré-ouverts au cours de visites ultérieures (Fay et Carroll, 1994 ; Suzuki *et al.*, 1995). Toutefois, nous n'avons pas constaté que les trous de pêche soient régulièrement réutilisés. Les chimpanzés retirent fréquemment les outils enfoncés dans la termitière sans pêcher dans ce trou particulier. Nous avons également trouvé ce que Sugiyama (1985) a décrit comme des « bâtons-brosse » (“brush-sticks”), mais ceux-ci ne semblent pas avoir de fonction particulière dans la prédation sur les termites. Il semble plutôt que ces bâtons-brosse (bâtons à perforer avec une extrémité effilochée) soient dus à l'arrachage du bâton de l'arbre. Bermejo et Illera (1999) ont également suggéré que l'effilochage à l'extrémité du bâton soit dû au mouvement de va-et-vient utilisé pour l'arracher. Cette extrémité effilochée n'est pas une composante du processus d'extraction des termites, et s'émousse rapidement après des insertions répétées dans la termitière. Notre hypothèse sur le fait que les brosses des bâtons à perforer ne sont pas utilisées pour perforer ou pour pêcher les termites est confirmée par les observations de Sugiyama (1985) et les nôtres : tous ces outils trouvés enfoncés dans une termitière avaient l'extrémité en brosse en l'air.

Bien que l'extrémité en brosse soit certainement une caractéristique importante des sondes de pêches dans cette population, comme le montre sa prévalence dans plusieurs communautés, de nouvelles recherches seront nécessaires pour déterminer le gain d'efficacité apporté par cette modification secondaire. Une jeune chimpanzé utilisant sa sonde de pêche pour

récolter des termites sur le sol près d'une termitière a ainsi démontré sa compréhension de l'utilité et du potentiel de généralisation de l'emploi de ce type d'outil. Il est intéressant de noter que la forme et les modifications des sondes de pêche aux termites sont similaires à celles utilisées pour la prédation sur les fourmis sur ce site. De nouvelles investigations sont nécessaires pour déterminer les liens entre forme et fonction des outils utilisés pour la prédation sur les insectes sociaux.

#### Comparaisons intra- et inter-communautés

Des preuves de pêche aux termites et de perforation de termitières ont été découvertes dans toutes les communautés suivies dans le Triangle de Goualougo. L'homogénéité des outils a été montrée pour les assemblages de bâtons à perforer et de sondes de pêche sur le territoire de la communauté Moto. Toutefois, nous avons trouvé des différences inter-communautaires subtiles des caractéristiques des outils, non attribuables aisément à des facteurs environnementaux. Les diverses communautés montrent de légères variations sur le « thème » partagé par toutes les communautés de la zone d'étude. Par exemple, la longueur des bâtons à perforer de la communauté Mosika est significativement supérieure à celle des bâtons trouvés dans les autres communautés, tandis que les sondes de pêche de la communauté Makasi sont plus courtes que dans les autres communautés. Enfin, les extrémités en brosse des sondes de pêche de la communauté Mayele sont plus longues que celles fabriquées dans toutes les autres communautés. Nous ne pouvons pas encore exclure la possibilité que des conditions écologiques varient entre ces communautés adjacentes, comme celles associées aux patterns de prédation sur les termites à Mahale, mais les communautés de Goualougo partagent une forêt continue constituée des mêmes types de sous-habitats, ce qui rend peu probable des différences écologiques (Nishida et Uehara, 1980). Il est également possible que ces différences de

caractéristiques des outils aient apparu et évolué comme des traditions dans des communautés adjacentes, comme c'est le cas pour les différences sub-culturelles observées dans d'autres populations (Boesch, 2003 ; McGrew *et al.*, 2001).

Les résultats de cette étude appellent de nouvelles recherches sur les liens entre termites et comportements d'utilisation d'outils chez les chimpanzés. La phase suivante de nos recherches dans le Triangle de Goualougo comprendra le suivi à distance à long terme des termitières dans plusieurs communautés de chimpanzés, afin de comparer les traditions technologiques dans la région. La zone protégée trinationale de la Sangha dans le nord du Congo fournit une des dernières possibilités de documenter les différences naturelles de culture matérielle entre plusieurs groupes sociaux intacts et les processus de diffusion technologique dans une population sauvage de grands singes. Les résultats de cette étude mettent en lumière l'importance de la poursuite de la protection des forêts restantes dans le bassin du Congo, des grands singes qui y vivent et des cultures uniques et encore largement inconnues qu'ils possèdent.

### Remerciements

Nous apprécions pleinement la possibilité de travailler dans le parc national de Nouabalé-Ndoki et en particulier dans le Triangle de Goualougo. Ce travail ne serait possible sans le soutien continu du gouvernement de la République du Congo et de la Wildlife Conservation Society-Congo, avec des remerciements en particulier à J. M. Fay, P. Elkan, S. Elkan, J. Makoko, B. Curran, M. Gately, E. Stokes, B. Djoni, et J. R. Onononga. Nous remercions J. Dzohi-Epeni de nous avoir fourni ses données sur les abondances des termitières dans le Triangle de Goualougo. Une aide inestimable a été apportée sur le terrain par R. Mokanga, J. P. Koba, G. Djokin, J. Mbio, et N. Ewouri. Nous avons également beaucoup apprécié les améliorations apportées au manuscrit par les commentaires de W. C. McGrew, A. Fuentes, C. Boesch, E. V. Lonsdorf, P. C. Lee, et J. Losos. Nous remercions chaleureusement pour leur financement l'U. S. Fish and Wildlife Service, la National Geographic Society, le Columbus Zoological Park, le Brevard Zoological Park et la Wildlife Conservation Society.

### References

- Bermejo, M., and G. Illera. 1999. Tool-set for termite-fishing and honey extraction by wild chimpanzees in the Lossi Forest, Congo. *Primates* 40:619-627.
- Boesch, C. 2003. Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evolutionary Anthropology* 12:82-91.
- Boesch, C. and H. Boesch. 1990. Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica* 54:86-99.
- Brewer, S. M. and W. C. McGrew. 1990. Chimpanzee use of a tool-set to get honey. *Folia Primatologica* 54:100-104.
- Collins, D. A., and W. C. McGrew. 1985. Chimpanzees' (*Pan troglodytes*) choice of prey among termites (*Macrotermitinae*) in Western Tanzania. *Primates* 26:375-389.
- Collins, D. A., and W. C. McGrew. 1987. Termite fauna related to differences in tool-use between groups of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates* 28:457-471.
- Fay, J. M., and R. W. Carroll. 1994. Chimpanzee tool use for honey and termite extraction in central Africa. *American Journal of Primatology* 34:309-317.
- Goodall, J. 1963. Feeding behaviour of wild chimpanzees: A preliminary report. *Symposium of the Zoological Society of London* 10:39-48.
- Jones, C. and J. Sabater-Pi. 1969. Sticks used by chimpanzees in Rio Muni, West Africa. *Nature* 223:100-101.
- van Lawick-Goodall, J. 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs* 1:161-311.
- McBeath, N. M. and W. C. McGrew (1982). Tools used by wild chimpanzees to obtain termites at Mt. Assirik, Senegal: The influence of habitat. *Journal of Human Evolution* 11:65-72.

- McGrew, W. C. 1974. Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of Human Evolution* 3:501-508.
- McGrew, W. C. 1979. Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use. Pages 440-463 in D. A. Hamburg and E. R. McCown, eds. *The Great Apes*. Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- McGrew, W. C. 1992. *Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McGrew, W. C. and D. A. Collins, D. A. 1985. Tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) to obtain termites (*Macrotermes herus*) in the Mahale Mountains, Tanzania. *American Journal of Primatology* 9:47-62.
- McGrew, W. C., L. F. Marchant, S. E. Scott and C. E. G. Tutin (2001). Intergroup differences in a social custom of wild chimpanzees: The grooming hand-clasp of the Mahale Mountains. *Current Anthropology* 42:148-153.
- McGrew, W. C. and M. E. Rogers, M. E. 1983. Chimpanzees, tools, and termites: New record from Gabon. *American Journal of Primatology* 5:171-174.
- McGrew, W. C., C. E. G. Tutin, and P. J. Baldwin. 1979. Chimpanzees, tools and termites: Cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania, and Rio Muni. *Man* 14:185-214.
- Muroyama, Y. 1991. Chimpanzees' choice of prey between two sympatric species of *Macrotermes* in the Campo Animal Reserve. *Human Evolution* 6:143-151.
- Newton-Fisher, N. E. 1999. Termite eating and food sharing by male chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *African Journal of Ecology* 37:369-371.
- Nishida, T. and Uehara, S. 1980. Chimpanzees, tools and termites: Another example from Tanzania. *Current Anthropology* 21:671-672.

- Pandolfi, S. S., C. P. van Schaik, and A. E. Pusey. 2003. Sex differences in termite fishing among Gombe chimpanzees. Pages 414-418 in F. B. M. de Waal and P. L. Tyack, eds. *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Sabater Pi, J. 1974. An elementary industry of the chimpanzees in the Okorobiko Mountains, Rio Muni (Republic of Equatorial Guinea), West Africa. *Primates* 15:351-364.
- Sabater-Pi, J. 1979. Feeding behaviour and diet of chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Okorobiko Mountains of Rio Muni (West Africa). *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 50:265-281.
- Sugiyama, Y. 1985. The brush-stick of chimpanzees found in south-west Cameroon and their cultural characteristics. *Primates* 26:361-374.
- Sugiyama, Y. 1997. Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. *Evolutionary Anthropology* 6:23-27.
- Suzuki, S., S. Kuroda, and T. Nishihara. 1995. Tool-set for termite-fishing by chimpanzees in the Ndoki forest, Congo. *Behaviour* 132:219-234.
- Uehara, S. 1982. Seasonal changes in the techniques employed by wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania, to feed on termites (*Pseudocanthotermes spiniger*). *Folia Primatologica* 37:44-76.
- White, F. 1983. *The Vegetation of Africa*. UNESCO, Paris.
- Yamakoshi, G. and M. Myowa-Yamakoshi. 2004. New observations of ant-dipping techniques in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. *Primates* 45:25-32.